

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Augstenová

Mechanismy asexuality u plazů
Mechanisms of asexual reproduction in reptiles

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli, doc. Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph. D., za vedení mé bakalářské práce, za jeho ochotu a vstřícnost.

Abstrakt

U plazů byly popsány případy asexuálního rozmnožování zejména u skupiny Squamata, ale byli pozorováni i asexuálně se rozmnožující ptáci (Aves). Ke vzniku asexuality došlo u plazů vícekrát, byly nalezeny případy obligátně i fakultativně asexuálních druhů. Většina obligátně asexuálních druhů má svůj původ v jedné nebo několika hybridizačních událostech mezi blízce příbuznými druhy. V rámci čeledi Xantusiidae byly ale objeveny dvě výjimky, u kterých zřejmě ke vzniku asexuality došlo bez hybridizace. Fakultativní partenogeneze se dříve předpokládala pouze u plazů chovaných v zajetí, kde byly samice dlouhodobě odloučeny od samců. Tento předpoklad byl ale později vyvrácen. Většina jedinců vzniklých fakultativní partenogenezí má sníženou životaschopnost, což může být způsobeno nedokonalým mechanismem vzniku partenogenetických potomků. U fakultativně partenogenetických plazů je pravděpodobným mechanismem vzniku diploidních oocytů terminální fúze. U obligátně partenogenetických druhů byl cytologický mechanismus vzniku partenogenetických potomků podrobně popsán pouze u rodu *Aspidoscelis*. K zachování ploidie buněk během oogeneze v tomto případě dochází díky premeiotickému zdvojení chromozomů. Dalším možným mechanismem obligátně partenogenetických plazů je apomixie.

Klíčová slova:

Asexualita, partenogeneze, plazi, Squamata, hybridizace, evoluce, apomixie, endomitóza, terminální fúze

Abstract

In the case of reptiles, there has been described an occurrence of an asexual reproduction, especially in the case of a group Squamata; the asexual reproduction of birds (Aves) has been observed, too. Multiple times the asexuality of reptiles has been originated. Occurrences of obligate and facultative asexual species have been described. Most obligate asexual species have their origin in one or more hybridization events between closely related species. However, within the family Xantusiidae two exceptions where asexuality apparently originated without hybridization were discovered. Facultative parthenogenesis was originally expected only among reptiles kept in captivity, where the females were separated from males for a long time. However, this assumption was later disproved. The majority of the specimens formed by facultative parthenogenesis has reduced viability, which can be caused by the imperfect mechanism of the formation of parthenogenetic offspring. The terminal fusion is considered to be the probable mechanism of creation of diploid oocytes in the case of facultative parthenogenesis reptiles. The cytological mechanism of the parthenogenetic offspring's genesis was described for the obligate parthenogenetic species just for genus *Aspidoscelis*. During oogenesis in this case is ploidy maintained by premeiotic doubling of chromosomes. Apomixes is considered to be another potential mechanism for obligate parthenogenesis of reptiles.

Key words:

Asexuality, parthenogenesis, reptiles, Squamata, hybridization, evolution, apomixis, endomitosis, terminal fusions

Obsah

Abstrakt.....	4
Abstract.....	5
1. Úvod	7
2. Fylogenetický výskyt a vznik asexuality u plazů	9
2.1. Gekkota.....	9
2.2. Scincoidea.....	12
2.3. Lacertoidea	13
2.4. Toxicofera.....	17
3. Cytologické mechanismy asexuálního rozmnožování plazů	21
3.1. Mechanismy obligátní asexuality	21
3.2. Mechanismy fakultativní asexuality.....	25
4. Důsledky asexuálního rozmnožování plazů	27
5. Závěr	33
Použitá literatura	35

1. Úvod

Rozmnožování je jednou ze základních vlastností živého organismu. Může probíhat buď **sexuální**, nebo **asexuální** cestou. Asexuální rozmnožování, někdy také označované jako unisexuální, je původním způsobem rozmnožování, který u řady druhů vznikl sekundárně. Do dalších generací je v tomto případě vždy předávána pouze mateřská DNA, zatímco potomci sexuálních druhů nesou genetickou informaci obou rodičů, kterou přenášejí do další generace. Asexuální způsob rozmnožování se u obratlovců kromě plazů vyskytuje také u některých druhů žraloků (Robinson *et al.* 2011), ryb a obojživelníků. U savců asexuální rozmnožování není známo, a to zřejmě díky vlivu genomového imprintingu (Lampert 2008).

U obratlovců existují tři základní typy asexuálního rozmnožování. Jedním z nich je **gynogeneze**, která se vyskytuje zejména u ryb, ale najdeme ji i u obojživelníků. Během tohoto způsobu rozmnožování dochází k interakci neredukovaného vajíčka a spermie blízce příbuzného druhu, která je nezbytná pro iniciaci vývoje embrya. Ke splnutí gamet nedochází a vznikají potomci, kteří jsou geneticky identičtí s matkou (Vrijenhoek 1994). Druhým způsobem asexuálního rozmnožování ryb a obojživelníků je **hybridogeneze**. Pohlavní buňky spolu splývají, ale do další generace je přenášena pouze mateřská genetická informace. Samčí část genomu je přítomna jen v jedné generaci, během meiózy je vyloučena a reprodukce se neúčastní. Takto vzniklí potomci jsou hemiklonální. V obou předchozích případech je tedy ke vzniku nového potomka zapotřebí spermie blízce příbuzného druhu (Simon *et al.* 2003). V případě **partenogenetického** rozmnožování, typického právě pro plazy, kteří jsou náplní této práce, vajíčko a následně embryo v žádné fázi svého vývoje nepřichází do styku se samčí pohlavní buňkou (Uzzell 1970).

Každý způsob rozmnožování má určité výhody i nevýhody. V případě **sexuálního rozmnožování** například dochází díky splnutí pohlavních buněk k udržení heterozygotnosti a tedy k udržení či zvýšení genetické variability potomků. Je zde menší pravděpodobnost projevu letální či poškozující recesivní alely. Díky kombinaci alel rodičovských druhů se snižuje šance na výskyt škodlivé recesivní alely v homozygotním stavu a její účinek tak bude spíše potlačen. Oproti asexuálně rozmnožujícím se druhům jsou sexuální populace schopné mnohem rychlejší

adaptace na měnící se prostředí (Zweifel 1965), ale tato hypotéza má i své odpůrce (Flegl 1998).

Jednou z hlavních výhod **obligátní partenogeneze** je, že rozmnožování není závislé na nalezení vhodného partnera pro páření. Samice jsou tedy ušetřeny například investice do hledání samce i do samotného páření. Zároveň nenesou žádná rizika, která jsou s pářením spojena. Vzhledem k tomu, že v případě obligátní partenogeneze není zapotřebí investice do samců, mohou vznikat jen samice. Díky tomu mohou mít vyšší reprodukční rychlost. Rychlejší reprodukce umožňuje i rychlejší rozšíření v rámci areálu (Zweifel 1965; Darevsky 1966; Uzzell & Darevsky 1975). Sexuální organismy, které jsou schopny ve své reprodukční strategii využít **fakultativní partenogeneze**, určitým způsobem spojují některé výhody sexuálního i partenogenetického rozmnožování. Díky možnosti partenogeneze nemusí být samice plně závislé na přítomnosti samce. V případě že se samice dostane do míst, kde se nevyskytují žádní samci, může si sama vytvořit potomky, a založit tak novou populaci. Podobně by tomu bylo i v případě, že se samice vyskytuje v místech s nízkou populační hustotou (Booth *et al.* 2012).

Asexuální plazi se rozmnožují buď pomocí obligátní partenogeneze, která je pak jejich jediným způsobem rozmnožování, u takovýchto druhů často nejsou známi samčí jedinci (Reeder *et al.* 2002), nebo fakultativně partenogeneticky, kdy asexuální rozmnožování mohou ve své reprodukční strategii za určitých podmínek využít i sexuální druhy plazů (Schuett *et al.* 1997).

Přechod od sexuálního k asexuálnímu způsobu rozmnožování je spojen s určitými změnami v oogenezi, které jsou nezbytné pro vznik životaschopných potomků. Jedním z největších problémů je udržení ploidie organismu (Lampert 2008). Cílem mé práce je shrnout a zhodnotit možné cytologické mechanismy asexuálních plazů, kterými lze dosáhnout schopnosti plodit životaschopné jedince bez přispění spermie. Dále také shrnout fylogenetický výskyt fakultativní a obligátní partenogeneze v rámci plazů a diskutovat o původu těchto partenogenetických forem.

2. **Fylogenetický výskyt a vznik asexuality u plazů**

Partenogeneticky se rozmnožující jedinci byli nejvíce pozorováni u šupinatých plazů (Squamata). K asexuálnímu rozmnožování může dojít i u ptáků (Aves), u kterých byla popsána partenogeneze u několika druhů chovaných v zajetí. Životaschopní potomci byli zjištěni jen u dvou druhů, a to krocana, *Meleagris gallopavo* (Olsen & Marsden 1954) a kura domácího, *Gallus domesticus* (Sarvella 1973). Přestože se někteří takto vzniklí jedinci dožili dospělosti, jejich životaschopnost byla značně snížena. U dalších plazích skupin (želvy, krokodýli a hatérie), partenogeneze pozorována nebyla.

Vzhledem k tomu, že se partenogenetické druhy vyskytují v mnoha fylogeneticky vzdálených skupinách a vždy na koncových větvích jednotlivých linií šupinatých plazů, došlo zjevně k vícenásobnému vzniku partenogeneze (Simon *et al.* 2003). Schopnost asexuálního rozmnožování mají zástupci skupin Gekkota, Scincoidea, Lacertoidea a Toxicofera. Zatímco řada druhů hadů (Serpentes) má schopnost fakultativní partenogeneze a případ obligátní partenogeneze byl popsán jen u jednoho druhu, pro ostatní skupiny šupinatých plazů se schopností asexuálního rozmnožování je charakteristický výskyt právě obligátní partenogeneze a pouze u dvou druhů byla objevena partenogeneze fakultativní. Původ naprosté většiny obligátně partenogenetických druhů spočívá v jediné (MacCulloch *et al.* 1997) či vícenásobné hybridizační události mezi blízce příbuznými druhy (Moritz *et al.* 1989; Kizirian & Cole 1999). Byly ale popsány i dva případy nehybridního původu (Sinclair *et al.* 2010).

2.1. **Gekkota**

V rámci vývojové linie Gekkota jsou známy případy obligátní partenogeneze u několika druhů čeledi **Gekkonidae**. Jedním z nejzkoumanějších druhů této skupiny je *Heteronotia binoei*, australský endemit, jehož partenogenetická forma se vyskytuje od západní po střední Austrálii. Jedná se o komplex sexuálních a triploidních partenogenetických forem (Moritz 1983).

V pozdním pliocénu došlo v Austrálii k rozsáhlé aridizaci následované ústupem organismů do refugií, kde také patrně došlo k diversifikaci a následně

ke vzniku několika asexuálních linií křížením. Zejména během pleistocénu došlo k rozsáhlým expanzím partenogenetických forem do aridních oblastí. Současně v pleistocénu vznikaly nové asexuální formy, patrně také v souvislosti s klimatickými změnami (Fujita *et al.* 2010).

Již starší práce na základě porovnání přestaveb na čtvrtém a šestém chromozomu u asexuálních linií a jejich sexuálních příbuzných vedla k závěru, že ke vzniku triploidních partenogenetických forem v komplexu *H. binoei* došlo cestou zpětného křížení diploidního partenogenetického předka s jeho sexuálním předkem (Moritz 1983). U triploidních jedinců byla zjištěna vyšší heterozygotnost než u jejich diploidních sexuálních příbuzných. Porovnání přítomných alel potvrzuje vznik partenogenetických forem přes hybridizaci a naznačuje, že většina genetické rozmanitosti pochází z opakujících se hybridizačních událostí. U asexuálních triploidů se vyskytují ale i unikátní alely, které pravděpodobně vznikly díky pozdějším mutacím. (Moritz *et al.* 1989).

Údaje o genetické variabilitě partenogenetických linií získané porovnáváním čtvrtého a šestého chromozomu mezi jednotlivými populacemi byly později doplněny o informace získané studiem mtDNA a devíti jaderných genů. Na základě získaných výsledků byly stanoveny tři hlavní linie komplexu *Heteronotia binoei*. První se nachází od východního pobřeží přes pouště jižní a střední Austrálie až do východní Austrálie. Některé linie jsou dostatečně geneticky odlišné a mohly by být považovány za samostatné druhy (Fujita *et al.* 2010).

V oblasti střední Austrálie se asexuální populace mohou vyskytovat sympatricky se svými sexuálními příbuznými. V těchto místech byly nalezeny i partenogenetické tetraploidní samice (Moritz 1983). Reprodukční orgány sexuálních a asexuálních samic jsou si morfologicky velmi podobné. Dokonce byly v reprodukčních orgánech asexuálních samic nalezeny spermie, ale pouze v předovulačním období (Whittier *et al.* 1994). Zřejmě tedy může docházet k páření partenogenetických samic se samci příbuzných sexuálních forem.

Dalším komplexem sexuálních a partenogenetických druhů čeledi Gekkonidae je *Nactus pelagicus* obývající ostrovy jihozápadního Tichomoří. Partenogenetičtí jedinci jsou diploidní a vysoce heterozygotní, což je zřejmě důsledek jejich hybridního původu (Moritz 1987). Jako předek partenogenetické formy byl určen pouze *N. multicaudatus*. Vzhledem k velkým rozdílům v sekvenci mtDNA tohoto druhu

a asexuálního *N. pelagicus* je zřejmé, že se jedná o předka z otcovské linie (Donnellan & Moritz 1995). Mateřského předka se najít nepodařilo (Eckstut *et al.* 2013). Možným vysvětlením je vymření mateřského druhu, nelze však vyloučit ani možnost, že tento druh ještě nebyl objeven (Donnellan & Moritz 1995).

Na ostrovech Tichého a Indického oceánu (a dnes díky působení člověka i v jiných oblastech tropů) žije rovněž partenogenetický *Lepidodactylus lugubris*. Jedná se o komplex sexuálních a diploidních i triploidních asexuálních forem. Partenogenetičtí jedinci jsou v porovnání se svými sexuálními příbuznými vysoce heterozygotní (Moritz *et al.* 1993), což nasvědčuje hybridnímu původu. Vyšší heterozygotnost také vykazují triploidní formy oproti formám diploidním (Boissinot *et al.* 1997). Mezi asexuálními formami byly nalezeny dva odlišné typy mtDNA, což nasvědčuje tomu, že ke vzniku partenogeneze došlo nejméně dvakrát, a to nezávisle na sobě. Triploidní formy *L. lugubris* mají zřejmě původ v diploidních formách. Tato hypotéza byla podložena skutečností, že některé diploidní klony mají identickou mtDNA s triploidními. Kromě hlavních linií klonů, jejichž odlišnost je dána různými hybridizačními událostmi, má komplex také řadu klonů, jejichž odlišnosti jsou dány vlivem mutací vzniklých již v asexuálním stavu (Moritz *et al.* 1993). Předkem partenogenetických linií *Lepidodactylus lugubris* je pravděpodobně *L. moestus* spolu s dvěma dalšími neznámými druhy. Je ale možné, že na vzniku triploidních partenogenetických linií se podílely tři odlišné populace téhož sexuálního druhu, tedy *L. moestus* (Trifonov *et al.* 2015).

Partenogeneze se vyvinula také u rodu *Hemidactylus*, který zahrnuje triploidní partenogenetické jedince. Jako první byl popsán druh *Hemidactylus garnotii* ($3n = 70$) v oblasti Havajských ostrovů (Kluge & Eckardt 1969). Předpokládalo se, že se tento druh vyskytuje i v Asii na území Vietnamu. Na základě porovnání karyotypů byl však popsán nový druh *Hemidactylus vietnamensis* ($3n=60$) (Darevsky *et al.* 1984). Další partenogenetický druh tohoto rodu, *Hemidactylus stejnegeri*, byl nalezen na Taiwanu ($3n = 56$) (Ota & Hikida 1989).

Několik ostrovů Indo-pacifické oblasti obývá i malý barevně nevýrazný asexuální druh *Hemiphyllodactylus typus*. V celé této oblasti je mezi jednotlivými populacemi nápadně vysoká genetická homogenita. Pro asexuálního *H. typus* je oproti ostatním druhům rodu *Hemiphyllodactylus* typická přítomnost sekrečních prekloakálních pórů v dospělosti i u samic. Rodičovské druhy ani místo vzniku této

partenogenetické linie nejsou zcela jasné. Pravděpodobný se zdá vznik hybridizací mezi filipínským druhem *Hemiphyllodactylus insularis* a *Hemiphyllodactylus ganoklonis* z ostrova Palau. Asexuální druh se značně rozšířil patrně i vlivem člověka v průběhu 18. a na počátku 19. století (Zug 2010).

2.2. Scincoidea

Ve skupině Scincoidea vznikla partenogeneze ve dvou čeledích, a to **Scincidae** a **Xantusiidae**. V rámci čeledi **Scincidae** je známý jediný partenogenetický komplex v rodu *Menetia*, konkrétně *Menetia greyii*. Komplex je složen ze sexuálních a triploidních asexuálních forem a je rozšířen po celé Austrálii. U partenogenetických forem byla pozorována vysoká úroveň heterozygotnosti jaderných genů, což potvrzuje hybridní původ těchto linií. Přesný původ partenogenetických forem se však nepodařilo objasnit (Adams *et al.* 2003).

Čeleď **Xantusiidae** zahrnuje dva asexuální druhy vyskytující se ve střední Americe, *Lepidophyma reticulatum* (Sinclair *et al.* 2010) a *L. flavimaculatum* (Bezy 1987). Ke vzniku partenogeneze u těchto druhů došlo dvakrát nezávisle na sobě. Zatímco *L. reticulatum* obsahuje pouze asexuální linie, komplex *L. flavimaculatum* obsahuje kromě asexuálních forem i sexuální populace (Noonan *et al.* 2013). Na rozdíl od většiny obligátně partenogenetických plazů zde došlo ke vzniku asexuality patrně bez hybridizace. Nebyli nalezeni žádní geneticky odpovídající předci, kteří by mohli vést ke vzniku těchto asexuálních druhů, a ani variabilita alel neodpovídá hybridizaci vzdálenějších forem (Sinclair *et al.* 2010).

V případě *L. flavimaculatum* byly všechny vyšetřované mikrosatelitové lokusy homozygotní. Naproti tomu u dvou populací sexuálních *L. flavimaculatum* byla heterozygotnost stanovena na 30 % a 25 %. V případě asexuálního druhu *L. reticulatum* byla heterozygotnost 15 %, byla tedy také značně snížena. Je sice možné, že přeci jen došlo ke vzniku partenogeneze hybridizací a heterozygotnost byla následně snížena, nicméně se zdá, že by musely být vyloučeny pouze otcovské alely, což je nepravděpodobné (Sinclair *et al.* 2010).

Dle autorů tak ke vzniku partenogeneze pravděpodobně došlo díky mutacím v genech regulujících meiózu, což umožnilo vznik neredukovaných oocytů. Druh *Lepidophyma reticulatum* je pravděpodobně starší nežli asexuální druh *L. flavimaculatum* a u něj pozorovaná heterozygotnost v některých mikrosatelitových

lokusech může být následkem hromadění mutací po vzniku asexuality (Sinclair *et al.* 2010).

2.3. Lacertoidea

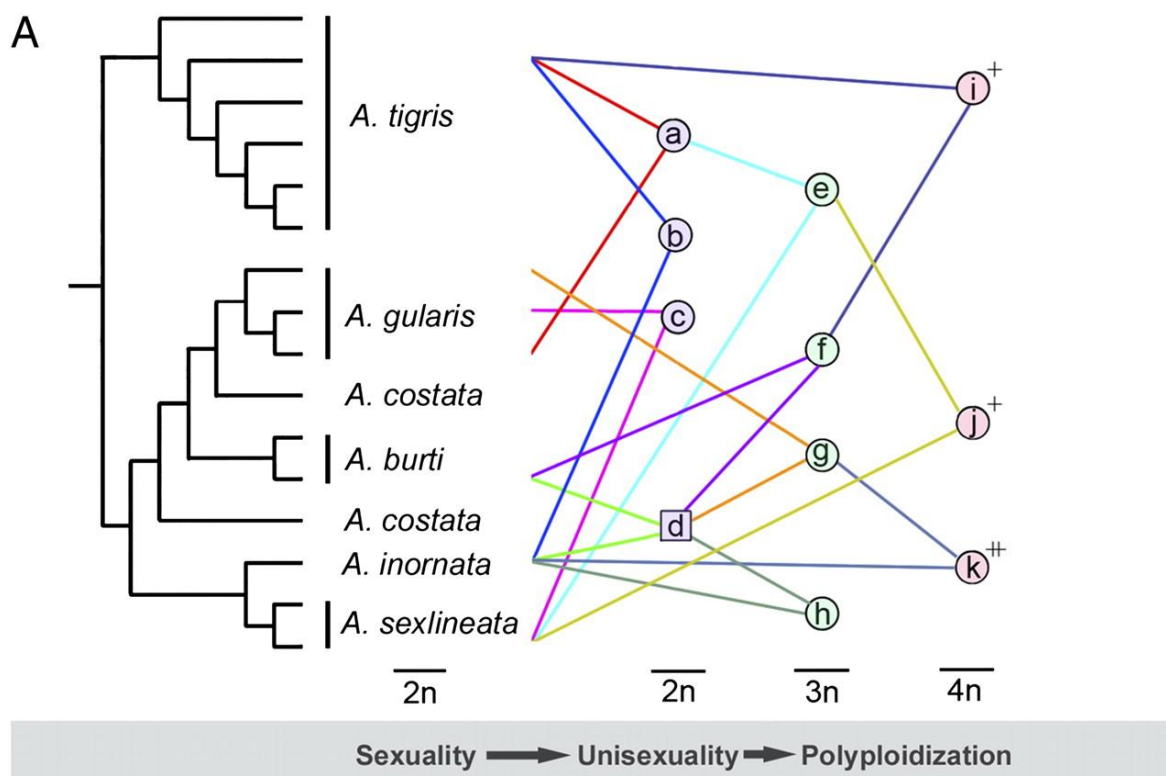
Ve vývojové linii Lacertoidea vznikla obligátní partenogeneze u tří čeledí: **Teiidae**, **Gymnophthalmidae** a **Lacertidea**.

U čeledi **Teiidae** je partenogeneze nejlépe známá u několika druhů rodu *Aspidoscelis* (dříve *Cnemidophorus*) (Maslin 1962), které mají hybridní původ. Byli nalezeni diploidní, triploidní a dokonce i tetraploidní jedinci, přičemž formy s nižší ploidí se podílely na vzniku forem s vyšší ploidí (Parker Jr. & Selander 1975; Reeder *et al.* 2002; Lutes *et al.* 2011). Pro větší přehlednost jsou partenogenetické komplexy se svými rodičovskými druhy znázorněny na obrázku 1.

Velmi zajímavý je vznik tetraploidních partenogenetických samic v laboratorním prostředí, které vznikly oplozením triploidní samice *Aspidoscelis exsanguis* samcem druhu *A. inornata*. Tímto způsobem vznikly čtyři asexuální tetraploidní linie a podařilo se odchovat tři generace potomků. Bylo tak potvrzeno, že sekundární hybridizační událost může vést ke vzniku nové asexuální linie (Lutes *et al.* 2011).

V rámci čeledi Teiidae mají schopnost partenogenetického rozmnožování i některé druhy mimo rod *Aspidoscelis*. Jedním z nich je *Kentropyx borckiana*, diploidní druh z jižní Ameriky, který vznikl hybridizací mezi *K. calcarata* a *K. striata* (Cole *et al.* 1995). Partenogeneze se vyvinula také u jihoamerického komplexu *Cnemidophorus lemniscatus*. Zkřížením *C. lemniscatus* a *C. gramivagus* vznikly patrně dvakrát nezávisle asexuální diploidní formy označované jako *C. cryptus*. Zpětným křížením *C. cryptus* a *C. lemniscatus* vznikl *C. pseudolemniscatus*, který je triploidní (Cole & Dessauer 1993).

U neotropické čeledi **Gymnophthalmidae** jsou zatím známy dvě partenogenetické linie pocházející z Amazonie: *Gymnophthalmus underwoodi* (Hardy *et al.* 1989) a *Leposoma percarinatum* (Rodrigues & Borges 1997). Partenogeneze u *Gymnophthalmus underwoodi* vznikla pravděpodobně pouze jednou, čemuž napovídá nedostatek variability nukleotidových sekvencí mezi zkoumanými jedinci. Určování



Obr. 1: Fylogenetické vztahy sexuálních a asexuálních skupin rodu *Aspidooscelis*

(a) komplex *Aspidooscelis tessellata*; **(b)** *Aspidooscelis neomexicana*; **(c)** komplex *Aspidooscelis laredoensis*; **(d)** přechodný diploidní předek; **(e)** komplex *Aspidooscelis neotessellata*; **(f)** komplexy *Aspidooscelis flagellicauda* a *Aspidooscelis sonoreae*; **(g)** *Aspidooscelis exsanguis*; **(h)** komplexy *Aspidooscelis opatae*, *Aspidooscelis uniparens* a *Aspidooscelis velox*; **(i)** tetraploidní druh vzniklý křížením *Aspidooscelis sonoreae* (samice) a *Aspidooscelis tigris* (samec); **(j)** tetraploidní druh vzniklý křížením *Aspidooscelis neotessellata* (samice) a *Aspidooscelis sexlineata* (samec); **(k)** tetraploidní druh vzniklý křížením *Aspidooscelis exsanguis* (samice) a *Aspidooscelis inornata* (samec)

‡ plodní tetraploidi nebo potenciálně plodní; + tetraploidi sterilní nebo s neznámou plodností

Převzato z (Moritz & Bi 2011)

rodičovských druhů vedlo k nejednoznačným závěrům. Jedním z možných předků je *G. cryptus*. Byly navrženy i další druhy (*G. leucomystax* a *G. speciosus*), které se mohly podílet na vzniku partenogenetické linie, žádná z variant však nebyla jasně prokázána (Kizirian & Cole 1999). V případě *L. percarinatum* se jedná o komplex alespoň dvou partenogenetických linií (Laguna *et al.* 2010), triploidní vyskytující se ve východní Amazonii a diploidní rozšířenou zejména ve střední a západní Amazonii. Určení původu těchto asexuálních forem však také není úplně jasné. Je možné, že vzhledem ke stáří této linie došlo k vymření mateřského předka, což by mohlo být příčinou nejednoznačných závěrů ohledně původu partenogeneze u tohoto komplexu. Dříve

předpokládaný nehybridní původ nebyl potvrzen a předpokládá se vznik hybridizací (Pellegrino *et al.* 2011).

Čeled' **Lacertidae** zahrnuje partenogenetické druhy rodu *Darevskia* (dříve *Lacerta*), které tvoří komplex čtyř diploidních partenogenetických linií: *Darevskia armeniaca*, *D. unisexualis*, *D. rostombekovi* a *D. dahli* (Darevsky 1966).

Asexuální linie partenogenetického komplexu rodu *Darevskia* vznikly v důsledku hybridizace mezi odlišnými biologickými druhy. Kombinace alel přítomných u asexuálních jedinců je potom výsledkem křížení konkrétních sexuálních druhů a díky tomu lze zjistit alespoň pravděpodobné předky partenogenetických druhů. Nejsou známy alely asexuálních forem, které by nebyly odvozeny od alel forem sexuálních. Důsledkem hybridního původu jsou vysoké hladiny heterozygotnosti, která je u asexuálních jedinců fixní. Příkladem může být lokus pro manóza fosfát izomerázu (MPI), ve kterém byly všechny pozorované asexuální ještěrky heterozygotní, zatímco jejich sexuální příbuzní byli v tomto lokusu homozygotní (Uzzell & Darevsky 1975).

Ještěrka označovaná jako *Darevskia unisexualis* vznikla zřejmě zkřížením druhů *D. valentini* a *D. raddei nairensis*. Tato forma má řadu izolovaných populací, které jsou zřejmě pozůstatkem Würmského zalednění. Již autoři dřívější práce však uvažovali o několika samostatných hybridizačních událostech vedoucí ke vzniku této formy (Uzzell & Darevsky 1975). Později na základě analýzy alozymů byly objeveny v rámci *D. unisexualis* tři klony, které se vzájemně lišily pouze v jediném lokusu (Cat-A). Vzhledem k tomu, že dva ojedinělé klony byly reprezentovány pouze dvěma jedinci, autoři usoudili, že je velmi pravděpodobné, že zde došlo k mutaci u původního společného předka a nejedná se o vícenásobný vznik asexuality (Fu *et al.* 1998). Avšak na základě studia mtDNA došlo podle Fu *et al.* (2000) ke vzniku partenogenetických forem zkřížením *D. valentini* a *D. raddei nairensis* nejméně dvakrát, pravděpodobně až čtyřikrát. Nezávislé hybridizace těchto dvou rodičovských sexuálních druhů tak pravděpodobně vedly ke vzniku čtyř asexuálních forem označovaných jako *D. sapphirina*, *D. bendimahiensis*, *D. unisexualis* a *D. uzzelli*, přičemž k odlišení klonů v rámci těchto jednotlivých událostí došlo pravděpodobně vlivem mutací po vzniku asexuality.

U ještěrek *Darevskia armeniaca* byly jako rodičovské druhy určeny *D. valentini* a *D. mixta* (Uzzell & Darevsky 1975). Oproti ostatním druhům rodu *Darevskia* mají

tito partenogenetičtí jedinci mezi sebou větší alozymovou variabilitu. To naznačuje, že různé klony *D. armeniaca* vznikly spíše vícenásobnou hybridizací než díky rychlému nahromadění mutací. To potvrzuje i nález ve dvou populacích, kde většinu jedinců tvořili dva vzácné klony (Darevsky *et al.* 2000).

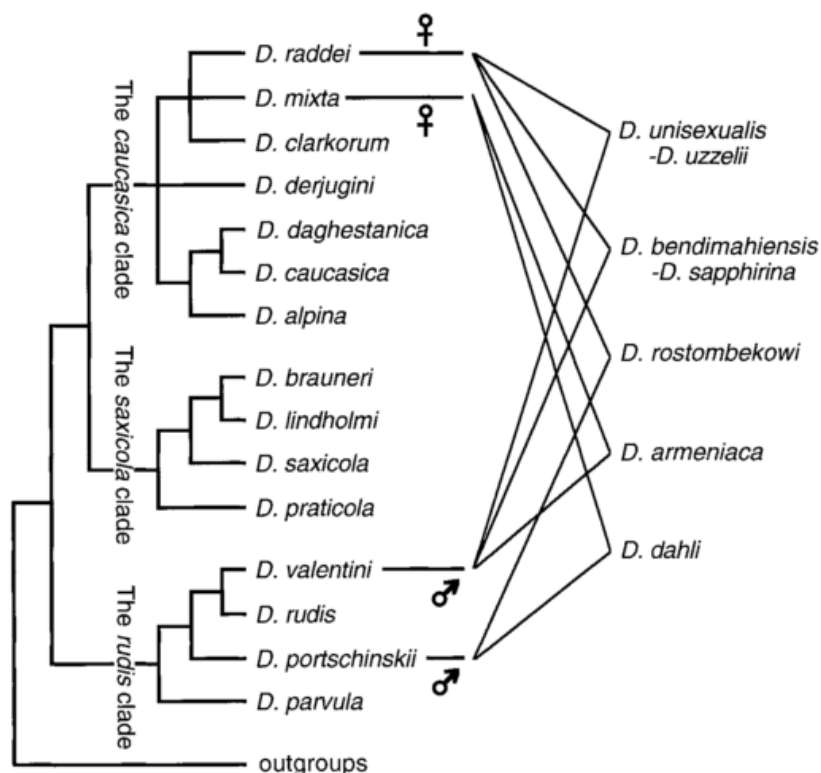
Darevskia rostombekovi má původ v družích *D. portschinskii* a *D. raddei* (Uzzell & Darevsky 1975). Při zkoumání genetické diversity napříč populacemi *D. rostombekovi* bylo zjištěno, že se vzájemně neliší, byly nalezeny identické alely u každého studovaného lokusu. Jedná se tedy pravděpodobně o klon s jediným vznikem partenogeneze (MacCulloch *et al.* 1997).

Partenogenetická ještěrka *Darevskia dahli* vznikla hybridizací mezi *D. portschinskii* a *D. mixta* (Uzzell & Darevsky 1975). Vyskytuje se ve dvou barevných variantách a ve srovnání s ostatními partenogenetickými druhy ještěrek má zřejmě významný stupeň klonální variability (Murphy *et al.* 1997). Na základě porovnání genotypů jedinců z různých populací bylo zjištěno, že tato forma vznikla nejméně třemi nezávislými hybridizačními událostmi (Vergun *et al.* 2014).

V souhrnu můžeme konstatovat, že asexuální formy rodu *Darevskia* pocházejí vždy z hybridizační události mezi poměrně vzdálenými liniemi (obr. 2), navíc je velice zajímavé, že samčí a samičí předci asexuálních forem pocházejí z odlišných fylogenetických linií: mateřští předci ze skupiny *D. caucasica*, otcovští ze skupiny *D. rudis* (Murphy *et al.* 2000).

Partenogenetické ještěrky rodu *Darevskia* se vyskytují v Zakavkazských horách. V říčních kaňonech těchto hor se často nacházejí asexuální formy sympatricky se svými sexuálními příbuznými. Partenogenetické samice jsou schopné pářit se se samci příbuzných druhů za vzniku životaschopných triploidních potomků, často se jedná o neplodné samice (Darevsky 1966). Sterilita je způsobena zejména vznikem anomálií během vývoje gonád. Vaječníky bývají často malé s nedostatečným množstvím oocytů (Danielyan *et al.* 2008). Příkladem vzniku takovýchto potomků mohou být jedinci vzniklí křížením partenogenetické samice *D. armeniaca* a sexuálního samce příbuzného druhu *D. valentiny* (Darevsky 1966). Mohou vzniknout i triploidní samci, kteří mají většinou plně vyvinutá a funkční varlata a jsou zřejmě schopni rozmnožování. Mezi zkoumanými samci byli i jedinci, u kterých nebyla zaznamenána přítomnost spermií. Kromě triploidních samic a samců byly nalezeny i triploidní intersexuální hybridy, kteří vznikli zkřížením *Darevskia valentiny*

a *D. unisexualis*. Tito jedinci měli vyvinuté vejcovody, hemipenisy a ovotestis. Pozoruhodný byl objev tetraploidního jedince (ZZZW) s dobře vyvinutými varlaty a hemipenisy, který byl morfologicky podobný triploidním samcům. Jeho původ je však nejasný (Danielyan *et al.* 2008).



Obr. 2: Fylogenetická zobrazení vzniku partenogeneze u rodu *Darevskia*

V levé části fylogenetického stromu se nacházejí rody s jejich pravděpodobným vývojem. V pravé části je naznačen hybridní původ partenogenetických linií. Je zde vidět, že zapojení sexuálních druhů do vzniku druhů asexuálních má určitá fylogenetická omezení. Samčí a samičí rodičovské druhy pocházejí z různých, dosti vzdálených linií.

Převzato z Murphy *et al.* (2000)

2.4. Toxicofera

V rámci skupiny Toxicofera je partenogeneze známá u dvou čeledí ještěřů (Agamidae a Varanidae) a u šesti čeledí hadů (Serpentes).

Čeleď **Agamidae** obsahuje jediný partenogenetický rod *Leiolepis*, který se vyskytuje v jihovýchodní Asii společně se svými sexuálními příbuznými. Jedná se o rod s největším procentuálním zastoupením partenogenetických druhů. Z osmi popsáných druhů jsou čtyři druhy partenogenetické (Grismer & Grismer 2010), a to

triploidní *Leiolepis triploida* (Peters 1971) a *L. guentherpetersi*, diploidní *L. boehmei* (Darevsky & Kupriyanova 1993) a *L. ngovantrii* (Grismer & Grismer 2010), u které není ploidie známa (Grismer *et al.* 2014).

Asexuální druhy vznikly cestou mezidruhov \acute{e} hybridizace a je velmi pravd \acute{e} podobn \acute{e} , že všechny partenogenetické druhy mají stejné předky (Grismer *et al.* 2014). Mateřským předkem je *Leiolepis guttata* (Grismer & Grismer 2010) a otcovským *L. reevesii*. U diploidních forem zřejmě došlo ke vzniku asexuality díky hybridizaci jedinců z jižní populace *L. guttata* a jižní populace *L. reevesii*. V případě triploidních forem došlo k vícenásobným hybridizačním událostem. *L. guentherpetersi* zřejmě vznikla zkřížením samčího jedince *L. reevesii* s diploidním předkem, který vznikl hybridizací mezi jedinci severní populace *L. guttata* a *L. reevesii*. Původ *Leiolepis triploida* není jednoznačný, pravd \acute{e} podobn \acute{e} došlo ke vzniku podobným způsobem jako u *L. guentherpetersi*. Ke vzniku diploidního předka došlo zkřížením jižní populace *L. guttata* a jižní populace *L. reevesii* a triploidní forma vznikla následnou hybridizací tohoto předka s *L. reevesii* (Grismer *et al.* 2014). Diploidní předek *L. triploida* tedy patrn \acute{e} vznikl ze stejných rodičovských populací jako *L. boehmei*. Tyto dva druhy jsou si ze všech partenogenetických ještěřů rodu *Leiolepis* nejvíce morfologicky podobné a vyšetření úseku ND2 mtDNA ukázalo i genetickou podobnost těchto druhů. Vzhledem k těmto okolnostem je možné, že diploidním předkem *L. triploida* je právě *L. boehmei* (Grismer & Grismer 2010). Existuje ale také možnost, že diploidní předek vznikl zkřížením samičího jedince druhu *L. guttata* a samce *L. belliana* a následn \acute{e} došlo k hybridizaci se samcem druhu *L. reevesii*. Tato hypotéza je založena na základě sdílení některých morfologických znaků *L. triploida* a *L. belliana* (Grismer *et al.* 2014).

U čeledi **Varanidae** bylo partenogenetické rozmnožování objeveno u dvou druhů jinak sexuáln \acute{e} se rozmnožujících varanů, *Varanus panoptes* (Wicker *et al.* 2005) a *Varanus komodoensis* (Watts *et al.* 2006). Na rozdíl od ostatních asexuálních skupin ještěřů se zde vyskytuje fakultativní partenogeneze. Ta byla v obou případech zjištěna u jedinců chovaných v zajetí a lze tedy vyloučit přítomnost samce a možné oplodnění samice. Vznik potomků sexuáln \acute{e} cestou byl vyloučen také na základě genetické metody DNA fingerprinting. Všichni takto vzniklí jedinci byli samčího pohlaví.

V rámci skupiny Serpentes je známý jediný obligátně partenogenetický druh *Ramphotyphlops braminus* z čeledi **Typhlopidae**. Jedná se o druh malého hada, který je nejen díky partenogenezi jedním z nejrozšířenějších. O jeho rozšíření se do jisté míry zasloužil také člověk (McDowell 1974). Je možné, že se jedná o komplex asexuálních a sexuálních druhů (Nussbaum 1980). Partenogenetické formy jsou pravděpodobně triploidní a zřejmě vznikly hybridizací (Wynn *et al.* 1987).

U ostatních pěti čeledí se vyskytuje fakultativní partenogeneze. V typickém případě takovýmto způsobem vznikají u hadů samčí potomci, jejichž životaschopnost je snížena (Schuett *et al.* 1997). Mezi první druhy, u kterých byla fakultativní partenogeneze popsána, patří *Acrochordus arafurae* z čeledi **Acrochordidae** (Dubach *et al.* 1997 podle Schuett *et al.* 1997). Příležitostně partenogeneze využívá také rod *Thamnophis* z čeledi **Colubridae**. Zjištěna byla u druhů *Thamnophis couchii* (Germano & Smith 2010), *T. elegans vagrans* a *Thamnophis marcianus* (Schuett *et al.* 1997), kde byly dokonce pozorovány vrhy fakultativně vzniklých potomků několik let po sobě (Reynolds *et al.* 2012). U čeledi **Viperidae** se partenogeneze pravděpodobně vyskytuje u druhů *Crotalus horridus horridus* a *Crotalus unicolor* (Schuett *et al.* 1997). U druhu *Agkistrodon contortrix* byla asexualita zjištěna u samice chované izolovaně od samců (Booth & Schuett 2011). Významný byl nález gravidních samic dvou blízce příbuzných severoamerických druhů *Agkistrodon contortrix* a *A. piscivorus* ve volné přírodě, u kterých bylo následně prokázáno, že potomci vznikli fakultativně partenogeneticky (Booth *et al.* 2012).

Čeď **Boidae** zahrnuje několik fakultativně partenogenetických druhů, které se od ostatních liší zejména tím, že vzniklí potomci byli homozygotní samice. V případě kolumbijského druhu *Epicrates maurus* byla samice izolována od narození a ke vzniku asexuálních potomků došlo několikrát po sobě (Booth *et al.* 2011a). Podobně tomu bylo u druhu *Boa constrictor* (Booth *et al.* 2011b). V případě brazilského druhu *Epicrates cenchria cenchria* nebyla samice chována izolovaně, ale v přítomnosti samce, u kterého byla provedena vasektomie. (Kinney *et al.* 2013).

Fakultativní partenogeneze byla také popsána u druhu *Python molurus bivittatus*, čeď **Pythonidae**. Vzniklí potomci byli zcela identičtí mezi sebou i s matkou a údajně se jednalo o ZW heterozygotní samice (Groot *et al.* 2003). Tato možnost však byla zpochybněna na základě zkoumání fakultativní partenogeneze u dvou blízce příbuzných druhů *Python regius* a *Malayopython reticulatus*, u kterých

byli tímto způsobem vzniklí potomci homozygotní, stejně jako v ostatních popsáných případech fakultativní partenogeneze u plazů. Kromě toho se tyto pochybnosti opírají o informace z nezveřejněné studie M. V. T. Groota (University of Amsterdam), ve které byli oproti původní studii zkoumání potomci izolované samice *Python molurus bivittatus* homozygotní (Booth *et al.* 2014).

3. Cytologické mechanismy asexuálního rozmnožování plazů

V průběhu meiotického dělení dochází k replikaci DNA a následně buňka prochází dvěma redukčními děleními. Tímto způsobem vzniknou čtyři haploidní buňky, v případě oogeneze je dělení asymetrické a vzniká jedna pohlavní buňka (vajíčko) a tři polární tělíska (Obr. 3-A). Při sexuálním rozmnožování je snížená ploidie obnovena splynutím gamet. Pokud si asexuální organismy zachovávají schopnost meiózy, je potřeba, aby si vytvořily mechanismy, díky kterým bude ploidie zachována nebo obnovena (Lampert 2008). Takovým mechanismem může být například endomitóza (Lutes et al. 2010).

Ke vzniku oocyty asexuálních druhů může dojít i cestou mitotického dělení, kde na rozdíl od meiózy dochází během dělení k zachování ploidie vznikajících buněk. V tomto případě nejprve dojde k replikaci DNA, která je následována rovnoměrným rozdělením chromozomů do dceřiných buněk, které jsou diploidní a je zachována jejich heterozygotnost (Obr. 3-C). Asexuální mechanismus vzniku pohlavních buněk bez přítomnosti meiózy je označován jako apomixie (Suomalainen 1962).

3.1. Mechanismy obligátní asexuality

Obligátně partenogenetičtí plazi mají heterozygotní potomky, kteří jsou geneticky identičtí s matkou. To vedlo k obecným závěrům, že tyto druhy ke vzniku gamet zřejmě nevyužívají meiotického dělení a že oocyt zřejmě vzniká **apomikticky** (Adams et al. 2003; Kearney & Shine 2005).

Vznik potomků geneticky shodných s matkou je v případě apomixie dán potlačením meiotického dělení, díky čemuž nedochází k rekombinaci a ke ztrátě heterozygotnosti (Suomalainen 1962; Lampert 2008). Tento způsob rozmnožování se vyskytuje především u rostlin (Reddy & D'Cruz 1969), výjimkou ale nejsou ani živočichové (Suomalainen 1962), včetně obratlovců (Rasch *et al.* 1982). U plazů však byla apomixie pouze předpokládána podle genetické shody matky a potomků, nebyla však nikdy experimentálně doložena. Plazům nejbližší příbuzní, u kterých byly předloženy spolehlivější důkazy pro apomixii, jsou ryby. Příkladem může být gynogenetický triploidní druh *Poecilia formosa*, u kterého nebyla

u primárního oocyty prokázána další syntéza DNA. Při formování oocyty tak dochází pouze k jednomu cyklu replikace DNA stejně jako u mitózy, nebyl pozorovaný dvojnásobný obsah DNA naznačující endomitózu (Rasch *et al.* 1982).

Mechanismus udržení ploidie byl u obligátně asexuálních plazů podrobně popsán pouze u partenogenetických ještěřů rodu *Aspidoscelis*. Bylo zjištěno, že tito jedinci využívají k zachování diploidních buněk **premeiotického zdvojení chromozomů**, někdy také nazývaného jako endomitóza (Lutes *et al.* 2010).

V případě partenogenetických jedinců využívajících ke svému rozmnožování endomitózu vstupuje buňka do meiózy s dvojnásobným počtem kopií chromozomů než je tomu u sexuálních druhů (Lutes *et al.* 2010). Počet chromozomů je navýšen v průběhu mitotické fáze buněčného cyklu, která nebyla následována cytokinezí (Uzzell 1970). Díky tomu může dojít ke dvěma meiotickým dělením za vzniku diploidních gamet bez výrazných odlišností od klasické meiózy. Pro porovnání počtu chromozomů byli zkoumáni partenogenetičtí ještěři *Aspidoscelis tessellata* a sexuálně se rozmnožující *Aspidoscelis gularis*. Dvojnásobné množství chromozomů bylo potvrzeno měřením obsahu DNA pomocí průtokové cytometrie v zárodečných vajíčkách v pozdní profázi I u *A. tessellata* (Lutes *et al.* 2010).

Díky alozymové analýze bylo zjištěno, že je během tohoto způsobu vzniku diploidního oocyty zachován vysoký stupeň pevné heterozygotnosti. Důležitou otázkou však je, jakým způsobem bylo udržení dlouhodobé heterozygotnosti docíleno. Možným vysvětlením by mohlo být zabránění crossing-overu. Tato možnost se ovšem jeví jako velmi nepravděpodobná. Klasický průběh meiotického dělení byl potvrzen zkoumáním synaptonemálních komplexů v pachytenní fázi a chiasmat v diplotenní fázi prvního meiotického dělení. Na základě tohoto pozorování lze předpokládat, že během meiózy zřejmě nedochází k vynechání chromozomového párování ani rekombinace. Kromě crossing-overu má na udržení heterozygotnosti také vliv způsob párování chromozomů. Pro sexuální rozmnožování je typický vznik tetrad tvořený homologními chromozomy a genetická variabilita je v tomto případě zajištěna rekombinací právě mezi homology. U těchto partenogenetických ještěřů by v případě homologního párování chromozomů a následné rekombinace docházelo naopak ke snižování heterozygotnosti. Aby k těmto ztrátám nedocházelo, vznikají tetrády mezi geneticky identickými sesterskými chromozomy (Obr. 3). To bylo

potvrzeno fluorescenční in situ hybridizací umožňující sledovat chování homologických chromozomů při meióze (Lutes *et al.* 2010).

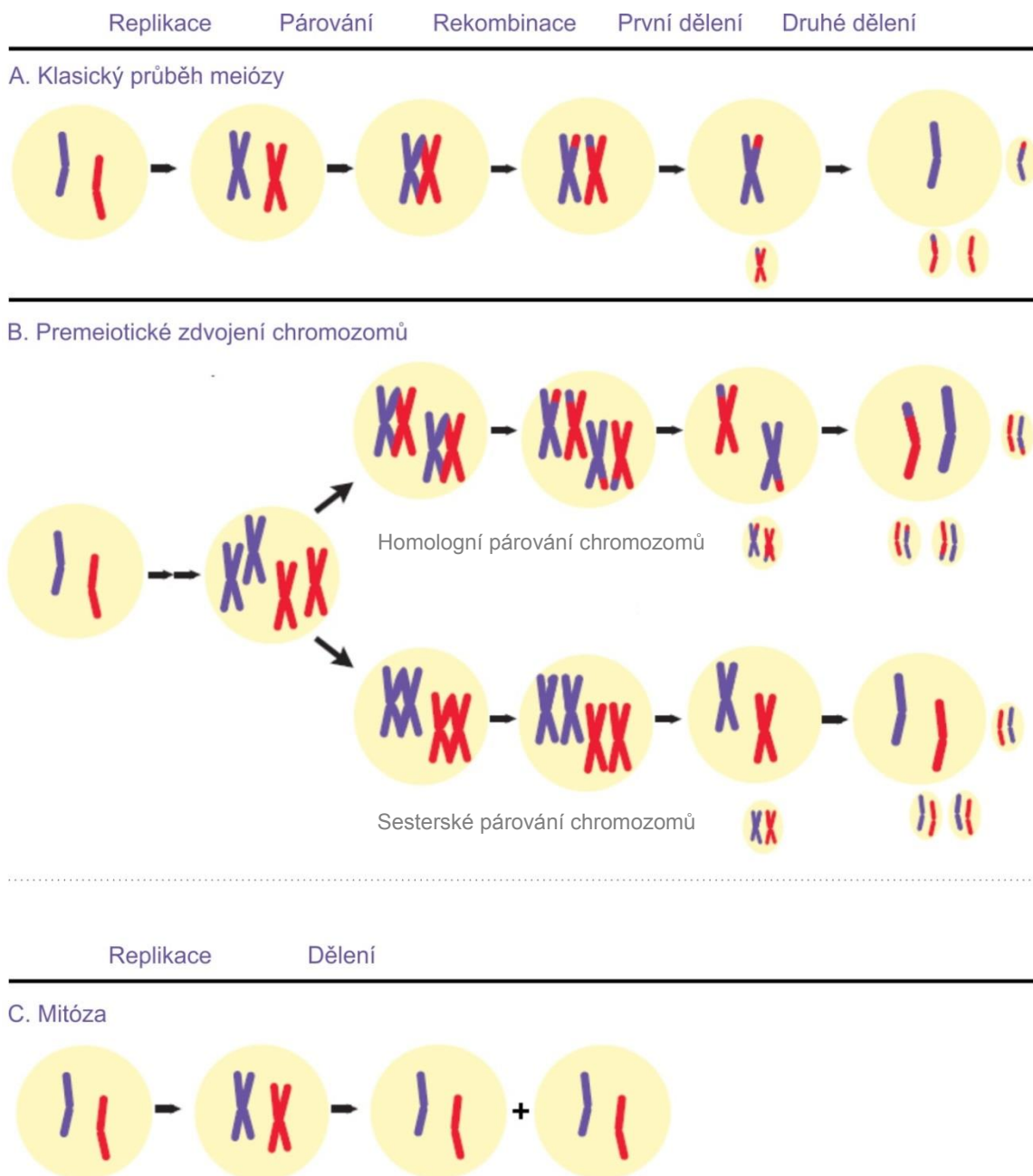
U ostatních obligátně partenogenetických druhů nebyl mechanismus vzniku vajíčka popsán. Důvodem je náročnost testování mechanismu tvorby diploidních gamet, ke kterému je zapotřebí velké množství oocytů ve správném stádiu vývoje. K jejich získání je potřeba izolace vaječníků z dospělých samic, které se nacházejí v konkrétní fázi ovulačního cyklu (Lutes *et al.* 2010).

Nejdůležitější fází vzniku vajíčka je pro tato pozorování profáze prvního meiotického dělení. Konkrétně se jedná o pachytenní fázi, kdy jsou dobře pozorovatelné synaptonemální komplexy, které potvrzují párování chromozomů. Spolu s diplotenní fází je zde patrná i přítomnost chiasmat, která jsou důkazem probíhajícího crossing-overu. V pozdní profázi je také díky kondenzaci chromozomů dobře pozorovatelný rozdíl v množství chromozomů mezi partenogenetickými a sexuálními jedinci (Lutes *et al.* 2010).

Oogeneze probíhající endomitózou se sesterským párováním chromozomů a apomixie mají tedy za následek vznik potomků, kteří jsou heterozygotní a geneticky identičtí s matkou (Rasch *et al.* 1982; Lutes *et al.* 2010). Z tohoto důvodu nelze mechanismus vzniku vajíčka zjistit pouhým sekvenováním genomu, protože výsledek by byl v obou případech stejný (Obr. 3).

U řady partenogenetických linií plazů byla zachována schopnost pářit se se sexuálními samci za vzniku životaschopného potomstva. Je tomu tak například u partenogenetických ještěrek rodu *Darevskia* (Darevsky 1966) a ještěřů rodu *Aspidoscelis* (Reeder *et al.* 2002), u kterých mohou tímto způsobem vznikat triploidní nebo dokonce i tetraploidní jedinci (Danielyan *et al.* 2008; Lutes *et al.* 2011), nebo u komplexu diploidních a triploidních linií *Lepidodactylus lugubris* (Moritz *et al.* 1993). Vznik triploidních jedinců zkřížením sexuálních a asexuálních forem by mohl nasvědčovat tomu, že mechanismus oogeneze partenogenetických druhů není příliš odlišný od mechanismu u sexuálních druhů a schopnost fúze vajíčka se spermií je umožněna právě díky zachování meiotického dělení.

Vzhledem k tomu, že výsledkem apomixie jsou buňky geneticky stejné jako v případě vzniku endomitózou, je otázkou, zda má mechanismus vzniku vajíčka vliv na jeho schopnost splynout se spermií. Tomu by mohl nasvědčovat apomiktický vznik vajíčka u gynogenetických ryb, například *Poecilia formosa*, kde spolu spermie i vajíčko



Obr. 3: Meióza u partenogenetických a sexuálních ještěřů rodu *Aspidoscelis*

A. Během **klasické meiózy** je replikace DNA následována dvěma redukčními děleními, která vedou ke vzniku tří polárních tělísek. Dochází k párování homologních chromozomů, které jsou znázorněny modrou a červenou barvou. Rekombinací vznikají chimérické chromozomy.

B. Premeiotické zdvojení chromozomů umožňuje párování homologních i sesterských chromozomů. Homologní párování a následná rekombinace by v tomto případě vedly ke ztrátě heterozygotnosti. V případě párování sesterských chromozomů vede rekombinace k zachování heterozygotnosti na všech lokusech.

C. Replikace DNA je v případě **mitózy** následována jediným dělením. K rekombinaci v tomto případě nedochází a díky tomu je zachována heterozygotnost. Výsledkem mitotického dělení jsou dvě dceřiné buňky, které jsou geneticky shodné s buňkou s mateřskou.

Upraveno podle Lutes et al. (2010)

přichází do styku, ale ke splynutí gamet nedochází (Rasch et al. 1982). Přestože apomixie u plazů jako způsob vzniku potomků potvrzena nebyla, nelze tuto možnost zcela vyloučit.

3.2. Mechanismy fakultativní asexuality

Jedinci vzniklí fakultativní partenogenezí jsou diploidní a vždy homozygotní, a to i v lokusech, ve kterých je jejich matka heterozygotní (Booth et al. 2011b). To bylo potvrzeno u několika skupin, například u čeledi Colubridae (Germano & Smith 2010), Viperidae (Booth & Schuett 2011) Boidae (Booth et al. 2011b) nebo Varanidae (Wicker et al. 2005). Jediný druh, u kterého byla popsána výjimka, je *Python molurus bivittatus*, u kterého byl popsán vznik heterozygotních potomků (Groot et al. 2003). Tento náález se však nepodařilo prokázat opakovaně a namísto toho byla tato možnost vyvrácena (Booth et al. 2014).

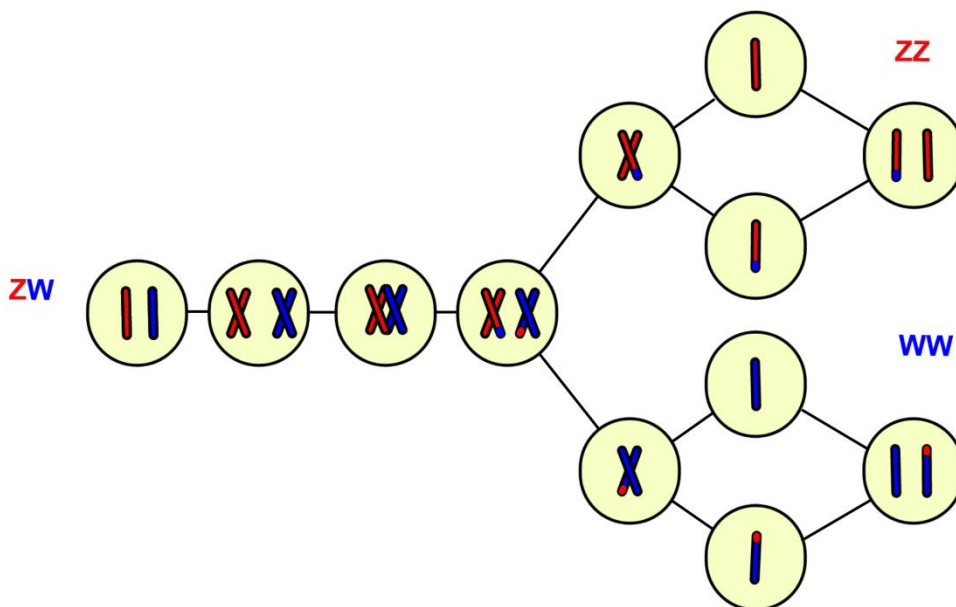
Homozygotnost potomků vzniklých fakultativní partenogenezí byla ve většině případů potvrzena zkoumáním tandemových repetitivních vybraných mikrosatelitových lokusů. Počet zkoumaných mikrosatelitových lokusů se v jednotlivých studiích liší. Pohybuje se v rozmezí od čtyř (Germano & Smith 2010) do 39 (Kinney et al. 2013). Ne vždy lze všechny zkoumané lokusy považovat za informativní pro výskyt fakultativní partenogeneze. Důvodem může být například homozygotní povaha zkoumaného lokusu již u matky (Kinney et al. 2013). Je tedy zjevné, že vyšetřovaných lokusů je málo a nelze tedy zcela vyloučit možnost, že jsou takto vzniklí jedinci na jiných, nezkoumaných lokusech, heterozygotní.

V některých případech byla kromě mikrosatelitových lokusů použita také metoda AFLP (amplified fragment length polymorphism) DNA fingerprinting (Groot et al. 2003; Booth et al. 2014). Výhodou této metody je, že k vyšetření genomu není potřeba znát žádné sekvence DNA. Oproti mikrosatelitovým lokusům jsou zkoumaní jedinci porovnáváni napříč celým genomem. I tato metoda má své nevýhody. K problémům s interpretací výsledků může dojít například při nízkých koncentracích templátu DNA nebo při neúplné restrikci DNA (Vos et al. 1995), případně při malé genetické variabilitě mezi zkoumanými vzorky.

Pro vznik fakultativně partenogenetických potomků, kteří jsou oproti své matce homozygotní, se zdá být pravděpodobným mechanismem **terminální fúze** (Watts et al. 2006; Booth et al. 2011a), pro kterou je typický právě vznik

homozygotních potomků. V průběhu oogeneze probíhá meióza klasickým způsobem a ploidie buněk je následně obnovena fúzí produktů meiózy (Obr. 4). Konkrétně dochází ke splnutí oocyty a sekundárního polárního tělíska, které vzniká dělením primárního oocyty. Vzhledem k tomu, že meióza probíhá klasickým způsobem a dochází k rekombinaci, je možné, že takto vzniklí jedinci budou v některých lokusech heterozygotní (Lampert 2008). Alternativním řešením, které také vede ke vzniku homozygotních potomků, může být například endomitóza s homologním párováním chromozomů (Lutes *et al.* 2010).

Terminální fúze se nicméně jeví jako pravděpodobnější řešení, vzhledem k tomu že se jedná o menší změny v průběhu oogeneze a následného vývoje. Snížená životaschopnost potomků fakultativně partenogenetických hadů (Schuett *et al.* 1997) však může být odrazem problémů vzniklých v průběhu oogeneze právě díky nedokonalému mechanismu vzniku asexuálních potomků. Stejně jako v případě obligátně asexuálních druhů nelze mechanismus partenogeneze zjistit pomocí sekvenování genomu. Vzhledem k povaze fakultativní partenogeneze plazů je vznik asexuálních potomků v tomto případě zcela nepředvídatelný a díky tomu je podrobnější studium mechanismu partenogeneze u těchto druhů velmi obtížné.



Obr. 4: Terminální fúze

Během terminální fúze je klasický průběh meiózy následován splnutím oocyty a sekundárního polárního tělíska. Takto vzniklí potomci jsou homozygotní a mírný stupeň heterozygotnosti je zachován díky crossing-overu v průběhu meiózy. V případě ZW pohlavního determinačního systému potom mohou vznikat ZZ nebo WW potomci. Upraveno podle Lampert (2008)

4. Důsledky asexuálního rozmnožování plazů

Jedinci vzniklí partenogenetickou cestou nesou řadu následků, které jsou spojeny s tímto způsobem rozmnožování, nebo jsou následkem způsobu vzniku partenogeneze. Některé výhody spojené s asexuálním rozmnožováním byly zmíněny již v úvodu. Asexuální původ má i mnohé negativní důsledky. Přesto ne vždy nutně dochází ke snížení životaschopnosti asexuálních linií (Price 1992). Relativně malé množství prací se zabývá ekologickými a evolučními důsledky asexuality u plazů, většina z nich navíc byla věnována obligátně asexuálním liniím, zejména proto, že fakultativní asexualita u plazů byla objevena teprve nedávno.

Obecně se má za to, že u obligátně asexuální linie, kde potomci jsou geneticky identičtí s matkou a kde je tedy silná genetická vazba mezi všemi lokusy (jadernými i mitochondriálními), bude mnohem slabší purifikující selekce odstraňující slabě negativní mutace, například novou inzerci repetitivních elementů. Repetitivní sekvence v genomech obligátně asexuálních linií plazů však dosud nebyly podrobně studovány a porovnány se situací u sexuálních rodičovských druhů. Významnou výjimkou je objev tandemových duplikací v mtDNA u některých partenogenetických forem *Heteronotia binoei*. Ty nebyly nalezeny u žádného ze sexuálních předků, je tedy zřejmé, že ke vzniku těchto duplikací a jejich šíření v populaci došlo až po vzniku partenogeneze, a to několikrát během evoluce asexuálních linií *H. binoei*. Není však jisté, zda tyto duplikace v mtDNA partenogenetických forem souvisí s jejich asexualitou, či se zvýšenou ploidií. Může totiž existovat vztah mezi zvýšenou ploidií jaderného genomu a tedy množstvím repetitivních sekvencí v jádře a vznikem tandemových duplikací v mtDNA (Moritz 1991). Obdobné srovnání u dalších obligátně asexuálních linií, porovnávající obsah repetitivních v mitochondriální i jaderné DNA, by mohlo být velmi zajímavé.

Díky slabší purifikující selekci by mohlo u obligátně asexuálních forem docházet i k vyššímu hromadění negativních mutací vedoucích například ke zvýšenému množství vývojových vad. Příčinou však může být i jejich hybridní původ a možné problémy s oogenezí spojené s mechanismem partenogeneze. U partenogenetických ještěrek rodu *Darevskia* byl skutečně častější vznik vážných vývojových vad ve srovnání s jejich sexuálními příbuznými pozorován, u postižených jedinců bývá vývoj často ukončen ještě před vylíhnutím. To však může být

kompenzováno vyšší reprodukční rychlostí asexuálních forem (Darevsky 1966). Větší sklon ke vzniku abnormalit v průběhu embryonálního vývoje byl popsán také u komplexu *Heteronotia binoei*, příkladem mohou být poškozené končetiny nebo chybějící ocas. Nejčastější však byla přítomnost reziduálního žloutku (40% případů vzniklých abnormalit), která také mohla následně vést k některým deformitám. S problémy během embryonálního vývoje může souviset i to, že přestože partenogeneticky vzniklá mláďata byla oproti sexuálním v průměru delší, jejich hmotnost byla v poměru k hmotnosti vejce nižší a pomalejší byl i růst takto vzniklých jedinců (Kearney & Shine 2004a). S pomalejším růstem zřejmě souvisí i větší náklady na růst u partenogenetických forem (Roberts *et al.* 2012). Pomalejší růst však může odrážet vyšší ploidii a tedy potřebu větších nákladů na replikaci DNA a nemusí být přímým důsledkem asexuality.

Vznik asexuálního rozmnožování má nepochybně vliv i na některé ekologické vlastnosti druhů. Vyhodnocení výsledků jednotlivých studií by však mohlo být problematické kvůli tomu, že rozdíly konkrétních ekologických vlastností u sexuálních a asexuálních jedinců byly zkoumány vždy jen u jedné nebo několika málo skupin a ne vždy lze s jistotou říci, zda daný rozdíl zkoumaných vlastností jednotlivých forem je přímým důsledkem partenogenetického rozmnožování. Obligátně asexuální formy často obývají jiné areály a jiné typy prostředí než jejich sexuální předci. To může být zapříčiněno jejich hybridním původem, kdy kvůli křížení rodičovských druhů dochází ke vzniku nové kombinace alel, která může vést ke vzniku evoluční novinky. Díky ní jsou pak asexuální populace schopné žít v takovém prostředí, které je intermediární oproti typickému prostředí pro rodičovské druhy. Mohou se také vyskytovat v oblastech s extrémními podmínkami nevhodnými pro sexuální rodičovské druhy. Je ale také možné, že výskyt asexuálních forem v extrémním prostředí není dán vlastnostmi získanými vhodnou kombinací alel, ale že došlo k vytěsnění těchto jedinců z původního prostředí jejich sexuálními předky. Takovým příkladem, kdy asexuální populace žijí v extrémnějším prostředí než sexuální předci, může být ještěrka *Darevskia armeniaca*, která se na rozdíl od svých rodičovských druhů (*D. valentini* a *D. mixta*) vyskytuje v sušších oblastech, také vejce tohoto druhu jsou více odolná vůči snížené vlhkosti. Podobně je tomu i u příbuzných asexuálních ještěrek *D. unisexualis* a *D. rostombekovi*. Partenogenetické jedince s intermediárními vlastnostmi rodičovských druhů můžeme najít například

u *D. dahli*. Zatímco *D. portschinskii* žije v nadmořské výšce od 400 do 1300 metrů v sušších keřovitých stanovištích a *D. mixta* obývá vlhká a více zalesněná stanoviště ve výškách asi 800 – 2000 m n. m., *D. dahli* využívá stanoviště zalesněná a mírně vlhká v 900 – 1700 m nad mořem (Uzzell & Darevsky 1975). Intermediární prostředí je typické také například pro *Aspidoscelis maslini* nebo *A. cozumela* (Manríquez-Morán *et al.* 2014). Jedním z důvodů, proč partenogenetické druhy mají jiný areál rozšíření než jejich sexuální příbuzní, může být také silná selekce proti vzniku neplodných potomků vzniklých křížením asexuálních a sexuálních jedinců (Uzzell & Darevsky 1975).

Je možné, že výskyt asexuálních jedinců v extrémních podmínkách má vliv na výskyt parazitů v těchto populacích. Vzhledem k tomu, že se v extrémních podmínkách vyskytuje menší množství druhů, je zde větší pravděpodobnost, že budou tyto druhy napadeny některým parazitem, který se svému hostiteli následně rychle přizpůsobí. V případě druhu *Heteronotia binoei* bylo porovnáváno napadení jedinců roztoči u sympatricky se vyskytujících sexuálních a asexuálních forem (Moritz *et al.* 1991). Tito roztoči vytvářejí poměrně velké kolonie zejména po obvodu oka a v oblasti třísel (Kearney & Shine 2004b). Bylo zjištěno, že u partenogenetických ještěřů je pravděpodobnost výskytu mnohem větší než u sexuálních forem. Tento rozdíl byl pozorován napříč populacemi sexuálních i asexuálních druhů v několika sezónách (Moritz *et al.* 1991). U partenogenetických ještěřů napadených roztoči byl zjištěn pozitivní vztah mezi množstvím parazitů a odpařováním vody z těla. To může být dáno poškozením tkáně jedinců roztoči, které následně vede ke ztrátám vody, anebo konzumací tělních tekutin těmito ektoparazity. Bylo však zjištěno, že k vyšším ztrátám vody docházelo i u jedinců partenogenetických forem *H. binoei*, kteří byli chováni v laboratorním prostředí a roztoči napadeni nebyli. Vyšší ztráty vody u partenogenetických forem by tak mohly být důsledkem outbreední deprese a zvýšené zatížení parazity u těchto druhů by mohlo být dáno vznikem vhodnějšího prostředí pro roztoče (Kearney & Shine 2004b). I přes výrazné rozdíly mezi napadením sexuálních a asexuálních forem ektoparazity nebyl potvrzen vliv parazitů na plodnost partenogenetických jedinců (Kearney & Shine 2005).

O tom, že zvýšená míra parazitárního zatížení nemusí mít přímou souvislost s partenogenetickým původem plazů napadených forem, svědčí i případ asexuálních ještěřek rodu *Darevskia*, u kterých bylo naopak pozorováno nižší napadení parazity.

V tomto případě bylo porovnáváno zatížení krevními endoparazity rodu *Karyolysus* mezi partenogenetickými formami a jejich rodičovskými druhy. Bylo zjištěno, že partenogenetické formy jsou méně náchylné k parazitárním nákazám. Příkladem může být *D. unisexualis*, kde u žádného z pozorovaných jedinců nebyly tyto krevní endoparazité nalezeny. Příčina snížené náchylnosti partenogenetických jedinců ke krevním endoparazitům není jasná (Danielyan *et al.* 2008). Je tedy možné, že pro jedince či populace není pro napadení parazity rozhodující jejich asexuální či sexuální původ, ale konkrétní druh či forma parazita, která je schopna lépe kolonizovat organismy s určitým souborem vlastností a nevýhoda partenogenetických linií spočívá v tom, že jsou všichni jedinci v populaci víceméně geneticky identičtí, takže v případě napadení parazitem je velmi pravděpodobné že po určitém čase dojde k napadení celé populace asexuálních jedinců.

S přechodem k asexuálnímu rozmnožování může souviset i změna agresivity asexuálních forem. Agresivita může ale souviset i s velikostí dané populace. Rozdíl v agresivním chování byl pozorován například u partenogenetických a sexuálních jedinců rodu *Aspidoscelis*. Asexuální jedinci jsou méně agresivní a snesou ostatní jedince svého druhu mnohem blíže k sobě. Tento rozdíl v chování může být dán nepřítomností samců nebo také bližší příbuzností jedinců v partenogenetické populaci (Leuck 1985). Na druhou stranu například u partenogenetických forem *Lepidodactylus lugubris* bylo pozorováno agresivní chování mezi jedinci a navíc v populacích těchto ještěřů funguje hierarchický systém (Brown *et al.* 1996).

Rozdíly v chování jednotlivých forem byly pozorovány i při zkoumání reakcí na potenciální nebezpečí v podobě predátora. Porovnáním chování sexuálních ještěřů *A. marmoratus* se sympatrickými partenogenetickými formami *A. tessellata* a *A. neotessellata* bylo zjištěno, že sexuální jedinci byli vůči potenciálnímu predátorovi mnohem opatrnější (Price 1992). Zda je příčinou ovlivnění kognitivních vlastností nebo jiné vážení rizika však není jasné.

Jednou z porovnávaných vlastností mezi sexuálními a asexuálními formami byla i jejich vytrvalost. Při porovnání aktivity jednotlivých forem *H. binoei* bylo zjištěno, že partenogenetičtí jedinci mají větší vytrvalost v běhu a vykazují také větší samovolnou aktivitu při nízkých teplotách. Zkoumaných jedinců bylo poměrně málo a před započítáním pokusů žili již dva roky v zajetí a jejich samovolná aktivita byla pozorována v nepřírodném prostředí a na malém prostoru (Kearney *et al.* 2006). Je

tedy možné, že v přirozeném prostředí by byla jejich aktivita jiná, možný vliv by mohl mít i život jedinců v zajetí. Asexualita patrně nemá přímý vliv na vytrvalost jednotlivých druhů, protože naopak u partenogenetických forem *Aspidoscelis tessellata* a *A. neotesselata* ve vztahu k jejich sexuálním příbuzným byla zjištěna nižší fyziologická výkonnost, zejména co se týče vytrvalosti (Cullum 1997). Aktivita těchto jedinců byla zkoumána, podobně jako u *H. binoei* (Kearney *et al.* 2006), na běžícím pásu a navíc byla stimulována bolestivým podnětem v oblasti kořene ocasu (Cullum 1997). Vzhledem k tomu, že jediným důvodem k pohybu byl bolestivý podnět a pozorování jedinci se nepohybovali v přirozeném prostředí (Cullum 1997; Kearney *et al.* 2006), je otázkou, zda by za jiných okolností nebyla jejich vytrvalost pohybu jiná. Problémem mohla být například i předem nastavená rychlost na běžícím pásu, kterou bylo potřeba se pohybovat. Rychlost běhu ale sama o sobě zas až tolik nevypovídá o schopnosti jedince například uniknout predátorovi v přirozeném prostředí.

Obligátně partenogenetické druhy jsou typicky celo-samičí a vznik samčích potomků je spíše dílem náhody (Darevsky 1966; Röhl & von Düring 2008). Může k němu dojít například vlivem mutace v genu determinujícím pohlaví nebo reverzí způsobenou extrémními podmínkami prostředí při inkubaci. Možnost vzniku samčích potomků u obligátně partenogenetických druhů je závislá na pohlavně determinačním mechanismu jejich předků. Pohlaví může být dáno buď díky dominantnímu faktoru typu SRY, jako je tomu například u člověka (Sinclair *et al.* 1990), nebo množstvím určitých genů na pohlavních chromozomech. Tak je tomu například u ptáků, kde je pohlaví závislé na množství kopií genu DMRT1 vázaného na Z pohlavním chromozomu, jehož větší množství je zodpovědné za vývoj samčích pohlavních orgánů (Smith *et al.* 2009). U ostatních plazů nejsou mechanismy pohlavního determinačního systému známy.

Příkladem spontánního vzniku samčích potomků mohou být asexuální ještěrky rodu *Darevskia* (Darevsky & Kupriyanova 1982), u kterých někdy dochází ke vzniku vývojových vad. V takových případech potom velmi často dochází k ukončení vývoje postižených embryí v jejich poslední fázi, kdy je již možné morfologické rozeznání pohlaví. Většina takto postižených jedinců byli právě samci. U ještěrek *D. dahli* a *D. rostombekovi* byli všichni zkoumaní postižení jedinci samci. Tento fakt vede k závěru, že ačkoli jsou samice schopné asexuálně vytvořit samčí potomky, jsou tyto

jedinci zřejmě neživotaschopní (Darevsky 1966). Bylo ale nalezeno i pár samčích jedinců druhu *Darevskia armeniaca*, kteří byli diploidní a zřejmě vznikli v rámci asexuální linie a to bez hybridizace. Tito jedinci se dožili dospělosti a byly schopni spermatogeneze, jejich plodnost však nebyla potvrzena (Darevsky & Kupriyanova 1982). Spontánní vznik životaschopných samců u obligátně partenogenetických populací byl popsán také u *Lepidodactylus lugubris*. U těchto jedinců probíhala normální produkce testosteronu i spermatogeneze, jejímž výsledkem však velmi často byly značně deformované spermie a tito jedinci jsou tedy neplodní (Röll & von Düring 2008).

Výraznou roli hraje ZW pohlavní determinační systém na vývoj pohlaví v případě plazů s fakultativní partenogenezí. Ten je předpokládán jak u druhů skupiny Serpentes (Vicoso *et al.* 2013), tak i u skupiny Varanoidea (King & King 1975; Matsubara *et al.* 2014). Vzhledem k tomu, že předpokládaným mechanismem fakultativní partenogeneze u plazů je terminální fúze (Booth *et al.* 2011b), je teoretický poměr pohlaví takto vzniklých potomků 1:1 (Obr. 4), a to v homozygotním stavu (Lampert 2008). V typickém případě fakultativní partenogeneze u plazů vznikají tímto způsobem homozygotní samci (Schuett *et al.* 1997; Watts *et al.* 2006) a homozygotní samice (WW) jsou neživotaschopné (Watts *et al.* 2006). Důvodem je zřejmě vysoký stupeň degenerace W pohlavního chromozomu, který je příčinou neživotaschopnosti WW samic (Vicoso *et al.* 2013). Jedinou opakovaně prokázanou výjimkou je skupina Boidae, u které vede fakultativní partenogeneze ke vzniku homozygotní samice (Booth *et al.* 2011b), což vyvolává řadu otázek, na které se jen těžko hledají odpovědi. Například jestliže má skupina Boidae, stejně jako ostatní hadi, ZW pohlavní determinační systém (Vicoso *et al.* 2013) a předpokládaným mechanismem partenogeneze je terminální fúze, jak je potom možné, že vznikají pouze homozygotní (WW) samice a žádní samci (Booth *et al.* 2011b)? A jak je možné, že na rozdíl od ostatních fakultativně partenogeneticky se rozmnožujících hadů jsou tyto homozygotní samice životaschopné? Vzhledem k tomu, že pohlavní chromozomy těchto druhů nebyly popsány, mohla by být východiskem, které by vysvětlilo jak chybějící samčí potomky, tak životaschopnost homozygotních samic, přítomnost XY pohlavního determinačního systému.

5. Závěr

U plazů byly pozorovány druhy se schopností obligátní i fakultativní partenogeneze. Zatímco obligátní partenogeneze je v mnoha případech zkoumána velmi podrobně, fakultativní partenogeneze byla u plazů objevena poměrně nedávno, což je jeden z důvodů, proč je tento způsob rozmnožování plazů jen málo prozkoumaný. Dříve se předpokládalo, že fakultativní partenogenezi využívají jen jedinci chovaní v zajetí, tj. samice dlouhodobě izolované od samců, proto je významné pozorování fakultativně partenogeneticky vzniklých potomků i ve volné přírodě, navíc v populaci s častým výskytem samců (Booth *et al.* 2012).

Jedním z problémů asexuální reprodukce je zachování heterozygotnosti. Většina obligátně partenogenetických plazů vznikla hybridizací mezi blízce příbuznými druhy, což vedlo ke vzniku partenogenetických jedinců s poměrně vysokou heterozygotností. Dochází dokonce i k vícenásobným hybridizačním událostem, díky kterým mohou vzniknout triploidní a tetraploidní partenogenetičtí jedinci (Danielyan *et al.* 2008; Lutes *et al.* 2011). Byly popsány pouze dvě výjimky (*Lepidophyma flavimaculatum* a *L. reticulatum*), u kterých asexualita nevznikla hybridizací a má zřejmě původ ve spontánních mutacích v genech regulujících meiózu (Sinclair *et al.* 2010). Heterozygotnost jedinců je zachovávána i v dalších generacích. To může být způsobeno sesterským párováním chromozomů namísto párování homologního v průběhu meiózy (Lutes *et al.* 2011) nebo nepřítomností meiózy.

Největším problémem asexuálních forem je ale udržení ploidie partenogeneticky vzniklých jedinců. Cytologické mechanismy fakultativní i obligátní partenogeneze, kterými plazi zachování ploidie dosahují, jsou jen málo prozkoumané a ve většině případů neznámé. Dříve se předpokládalo, že obligátně asexuální plazi během oogeneze nevyužívají meiózu a rozmnožují se pomocí apomixie. U partenogenetických ještěřů rodu *Aspidoscelis* byl ale popsán mechanismus, během kterého je meiotické dělení zachováno a ploidie buněk je udržena díky premeiotickému zdvojení počtu chromozomů, které není následováno cytokinezí. Rod *Aspidoscelis* je jediná skupina plazů, u které byl mechanismus partenogeneze podrobně popsán (Lutes *et al.* 2011). U ostatních obligátně partenogenetických skupin jsou cytologické mechanismy stále nejasné. V případě fakultativní partenogeneze se zdá, že mechanismem vzniku diploidních potomků je terminální

fúze (Booth *et al.* 2011a). Nicméně tato hypotéza nebyla podložena žádnými důkazy a vychází z toho, že jedinci vzniklí fakultativní partenogenezí byli v pozorovaných lokusech homozygotní. Informativních vyšetřovaných lokusů však bylo málo a nelze vyloučit, že tito jedinci byli v nezkoumaných lokusech heterozygotní.

Zjišťování cytologických mechanismů partenogenetických plazů je velmi náročné. Mechanismus oogeneze nelze zjistit pouhým sekvenováním genomu, protože jednotlivé mechanismy mohou vést ke stejnému výsledku a tak tato metoda neříká nic o tom, jak jedinec výsledného genomu dosáhl. Jedním z problémů, které ztěžují zkoumání udržení ploidie i heterozygotnosti partenogenetických druhů přímo, je potřeba velkého množství oocytů ve správné fázi I. meiotického dělení a výzkum je tedy závislý na velkém množství samičích jedinců daného druhu (Lutes *et al.* 2011). V případě fakultativní partenogeneze je situace navíc ztížena naprostou nepředvídatelností toho, kdy samice fakultativní partenogenezi využije. Přestože by porovnání mechanismů oogeneze jednotlivých partenogenetických skupin plazů bylo jistě zajímavé, náročnost metody umožňující jednotlivé mechanismy zkoumat je prozatím pravděpodobným důvodem, proč nebyl proces oogeneze popsán ve více partenogenetických skupinách.

Použitá literatura

- Adams M., Foster R., Hutchinson M.N., Hutchinson R.G., Donnellan S.C.** (2003): The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: A new instance of widespread vertebrate parthenogenesis. *Evolution* 57: 2619–2627.
- Bezy R.L., Sites J.W.** (1987): A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae. *Herpetologica* 43: 280–292.
- Boissinot S., Ineich I., Thaler L., Guillaume C.P.** (1997): Origin and clonal diversity in the parthenogenetic gecko, *Lepidodactylus lugubris* in French Polynesia. *Journal of Herpetology* 8: 295–298.
- Booth W., Schuett G.W.** (2011): Molecular genetic evidence for alternative reproductive strategies in North American pitvipers (Serpentes: Viperidae): long-term sperm storage and facultative parthenogenesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 934–942.
- Booth W., Million L., Reynolds R.G., Burghardt G.M., Vargo E.L., Schal C., Tzika A.C., Schuett G.W.** (2011a): Consecutive virgin births in the new world boid snake, the Colombian rainbow boa, *Epicrates maurus*. *Journal of Heredity* 102: 759–763.
- Booth W., Johnson D.H., Moore S., Schal C., Vargo E.L.** (2011b): Evidence for viable, non-clonal but fatherless *Boa constrictors*. *Biology Letters* 7: 253–256.
- Booth W., Smith C.F., Eskridge P.H., Hoss S.K., Mendelson J.R., Schuett G.W.** (2012): Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates. *Biology Letters* 8: 983–985.
- Booth W., Schuett G.W., Ridgway A., Buxton D.W., Castoe T.A., Bastone G., Bennett C., McMahan W.** (2014): New insights on facultative parthenogenesis in pythons. *Biological Journal of the Linnean Society* 112: 461–468.
- Brown S.G., Jensen K., Shropshire C.G., DeVerse H.A.** (1996): The relationship between calcium gland size, fecundity and social behavior in the unisexual geckos *Lepidactylus lugubris* and *Hemidactylus garnotii*. *International Journal of Comparative Psychology* 9: 1–10.
- Cole C.J., Dessauer H.C.** (1993): Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana region, South America, with descriptions of new species. *American Museum Novitates* 3081: 1–30.
- Cole C.J., Dessauer H.C., Townsend C.R., Arnold M.G.** (1995): *Kentropyx borckiana* (Squamata: Teiidae): A unisexual lizard of hybrid origin in the Guiana region, South America. *American Museum Novitates* 3145: 1–23.
- Cullum A.J.** (1997): Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*): Implications for the role of heterozygosity. *The American Naturalist* 150: 24–47.
- Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I.** (2008): Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia. *Amphibia-Reptilia* 29: 487–504.
- Darevsky I.S.** (1966): Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. *Journal of the Ohio Herpetological Society* 5: 115–152.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Roshchin V. V.** (1984): A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam. *Journal of Herpetology* 18: 277–284.

- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A.** (1993): Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam (Squamata: Sauria: Uromastycinae). *Herpetozoa* 6: 3–20.
- Darevsky I.S., MacCulloch R., Fu J., Murphy R.** (2000): Clonal variation in the Caucasian rock lizard *Lacerta armeniaca* and its origin. *Amphibia-Reptilia* 21: 83–89.
- Darevskyt I.S., Kupriyanova L.A.** (1982): Rare males in parthenogenetic lizard *Lacerta armeniaca* Méhely. *Vertebrata Hungarica* 21: 69–75.
- Donnellan S.C., Moritz C.** (1995): Genetic diversity of bisexual and parthenogenetic populations of the tropical gecko *Nactus pelagicus* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* 51: 140–154.
- Dubach J., Sajewicz A., Pawley R.** (1997): Parthenogenesis in the Arafuran file snake (*Acrochordus arafurae*). *Herpetological Natural History* 5: 11–18 v **Schuett G., Fernandez P., Gergits W., Casna N., Chiszar D., Smith H., Mitton J., Mackessy S., Odum R., Demlong M.** (1997): Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herpetological Natural History* 5: 1–10.
- Eckstut M.E., Hamilton A.M., Austin C.C.** (2013): Variable unisexuals and uniform bisexuals: Morphology , genetics, and biogeography of the *Nactus pelagicus* complex on Tanna Island, Vanuatu. *Herpetologica* 69: 199–213.
- Flegr J.** (1998): On the ‘origin’ of natural selection by means of speciation. *Rivista di biologia - Biology Forum* 91: 291–304.
- Fu J., MacCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Danielyan F.** (1998): The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: An example of limited genetic polymorphism. *Journal of Molecular Evolution* 46: 127–130.
- Fu J., MacCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., Tuniyev B.S.** (2000): Allozyme variation patterns and multiple hybridization origins: Clonal variation among four sibling parthenogenetic Caucasian rock lizards. *Genetica* 108: 107–112.
- Fujita M.K., McGuire J. a., Donnellan S.C., Moritz C.** (2010): Diversification and persistence at the arid-monsoonal interface: Australia-wide biogeography of the bynoe’s gecko (*Heteronotia binoei*; gekkonidae). *Evolution* 64: 2293–2314.
- Germano D.J., Smith P.T.** (2010): Molecular Evidence for Parthenogenesis in the Sierra Garter Snake, *Thamnophis couchii* (Colubridae). *The Southwestern Naturalist* 55: 280–282.
- Grismer J.L., Grismer L.L.** (2010): Who’s your mommy? Identifying maternal ancestors of asexual species of *Leiolepis* Cuvier, 1829 and the description of a new endemic species of asexual *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Southern Vietnam. 61: 47–61.
- Grismer J.L., Bauer A.M., Grismer L.L., Thirakhupt K., Aowphol A., Oaks J.R., Perry L.W., Onn C.K., Thy N., Cota M., et al.** (2014): Multiple origins of parthenogenesis , and a revised species phylogeny for the Southeast Asian butterfly lizards , *Leiolepis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1080–1093.
- Groot T.V.M., Bruins E., Breeuwer J.A.J.** (2003): Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity* 90: 130–135.
- Hardy L.M., Cole C.J., Townsend C.R.** (1989): Parthenogenetic reproduction in the Neotropical unisexual lizard, *Gymnophthalmus underwoodi* (Reptilia: Teiidae). *Journal of Morphology* 201: 215–234.

- Kearney M., Shine R.** (2004a): Developmental success, stability, and plasticity in closely related parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia*, Gekkonidae). *Evolution* 58: 1560–1572.
- Kearney M., Shine R.** (2004b): Morphological and physiological correlates of hybrid parthenogenesis. *The American Naturalist* 164: 803–813.
- Kearney M., Shine R.** (2005): Lower fecundity in parthenogenetic geckos than sexual relatives in the Australian arid zone. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 609–618.
- Kearney M., Wahl R., Autumn K.** (2006): Increased capacity for sustained locomotion at low temperature in parthenogenetic geckos of hybrid origin. *Physiological and biochemical zoology* 78: 316–324.
- King M., King D.** (1975): Chromosomal evolution in the lizard genus *Varanus* (Reptilia). *Australian Journal of Biological Sciences* 28: 89–108.
- Kinney M.E., Wack R.F., Grahn R.A., Lyons L.** (2013): Parthenogenesis in a Brazilian rainbow boa (*Epicrates cenchria cenchria*). *Zoo Biology* 32: 172–176.
- Kizirian D.A., Cole C.J.** (1999): Origin of the unisexual lizard *Gymnophthalmus underwoodi* (Gymnophthalmidae) inferred from mitochondrial DNA nucleotide sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11: 394–400.
- Kluge A.G., Eckardt M.J.** (1969): *Hemidactylus garnotii* Dumeril and *Bibron*, a triploid all-female species of gekkonid lizard. *Copeia* 1969: 651–664.
- Laguna M.M., Rodrigues M.T., dos Santos R.M.L., Yonenaga-Yassuda Y., Ávila-Pires T.C.S., Hoogmoed M.S., Pellegrino K.C.M.** (2010): Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology* 44: 153–157.
- Lampert K.P.** (2008): Facultative parthenogenesis in vertebrates: Reproductive error or chance? *Sexual Development* 2: 290–301.
- Leuck B.E.** (1985): Comparative social behavior of bisexual and unisexual whiptail lizards (*Cnemidophorus*). *Journal of Herpetology* 19: 492–506.
- Lutes A.A., Neaves W.B., Baumann D.P., Wiegraebe W., Baumann P.** (2010): Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards. *Nature* 464: 283–286.
- Lutes A.A., Baumann D.P., Neaves W.B., Baumann P.** (2011): Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 9910–9915.
- MacCulloch R.D., Murphy R.W., Kupriyanovat L.A., Darevskiy I.S.** (1997): The Caucasian rock lizard *Lacerta rostombekovi*: A monoclonal parthenogenetic vertebrate. *Biochemical Systematics and Ecology* 25: 33–37.
- Manríquez-Morán N.L., Cruz F.R.M. de la, Murphy R.W.** (2014): Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex: evidence from mitochondrial genes. *Zoological Science* 31: 14–19.
- Maslin T.P.** (1962): All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus*, Teiidae. *Science* 135: 212–213.

- Matsubara K., Sarre S.D., Georges A., Matsuda Y., Marshall Graves J.A., Ezaz T.** (2014): Highly differentiated ZW sex microchromosomes in the Australian *Varanus* species evolved through rapid amplification of repetitive sequences. *PLoS ONE* 9: 1–9.
- McDowell S.B.** (1974): A catalogue of the snakes of New Guinea and the solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum, part I. Scolecophidia. *Journal of Herpetology* 8: 1–57.
- Moritz C.** (1983): Parthenogenesis in the endemic Australian lizard *Heteronotia binoei* (Gekkonidae). *Science* 220: 735–737.
- Moritz C.** (1987): Parthenogenesis in the tropical gekkonid lizard, *Nactus arnouxii* (Sauria: Gekkonidae). *Evolution* 41: 1252–1266.
- Moritz C., Donnellan S., Adams M., Baverstock P.R.** (1989): The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Extensive genotypic diversity among parthenogens. *Evolution* 43: 994–1003.
- Moritz C.** (1991): Evolutionary dynamics of mitochondrial DNA duplications in parthenogenetic geckos, *Heteronotia binoei*. *Journal of Herpetology* 129: 221–230.
- Moritz C., McCallum H., Donnellan S., Roberts J.D.** (1991): Parasite loads in parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia binoei*): Support for the Red Queen hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 244: 145–149.
- Moritz C., Case T.J., Bolger D.T., Donnellan S.** (1993): Genetic diversity and the history of pacific island house geckos (*Hemidactylus* and *Lepidodactylus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 48: 113–133.
- Moritz C., Bi K.** (2011): Spontaneous speciation by ploidy elevation: Laboratory synthesis of a new clonal vertebrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 9733–9734.
- Murphy R.W., Darevsky I.S., MacCulloch R.D., Fu J., Kupriyanova L.A., Upton D.E., Danielyan F.** (1997): Old age, multiple formations or genetic plasticity? Clonal diversity in the uniparental Caucasian rock lizard, *Lacerta dahli*. *Genetica* 101: 125–130.
- Murphy R.W., Fu J., MacCulloch R.D., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A.** (2000): A fine line between sex and unisexuality: The phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 527–549.
- Noonan B.P., Pramuk J.B., Bezy R.L., Sinclair E. a., Queiroz K. De, Sites J.W.** (2013): Phylogenetic relationships within the lizard clade Xantusiidae: Using trees and divergence times to address evolutionary questions at multiple levels. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 109–122.
- Nussbaum R.A.** (1980): The Brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles Archipelago: Distribution, variation, and further evidence for parthenogenesis. *Herpetologica* 36: 215–221.
- Olsen W.W., Marsden S.J.** (1954): Natural parthenogenesis in turkey eggs. *Science* 120: 545–546.
- Ota H., Hikida T.** (1989): A new triploid *Hemidactylus* (Gekkonidae: Sauria) from Taiwan, with comments on morphological and karyological variation in the *H. garnotii-vietnamensis* complex. *Journal of Herpetology* 23: 50–60.

Parker Jr. E.D., Selander R.K. (1975): The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus*. : 791–805.

Pellegrino K.C.M., Rodrigues M.T., James Harris D., Yonenaga-Yassuda Y., Sites J.W. (2011): Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 446–459.

Peters G. (1971): Die intragenerischen Gruppen und die Phylogenese der Schmetterlingsagamen (Agamidae: Leiolepis). *Zool. Jb. Syst.* 98: 11–130.

Price a H. (1992): Comparative behavior in lizards of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with comments on the evolution of parthenogenesis in reptiles. *Copeia* 1992: 323–331.

Rasch E.M., Monaco P.J., Balsano J.S. (1982): Cytophotometric and autoradiographic evidence for functional apomixis in a gynogenetic fish, *Poecilia formosa* and its related, triploid unisexuals. *Histochemistry* 73: 515–533.

Reddy P.S., D'Cruz R. (1969): Mechanism of Apomixis in *Dichanthium annulatum* (Forssk) Stapf. *Botanical Gazette* 130: 71–79.

Reeder T.W., Cole C.J., Dessauer H.C. (2002): Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365: 1–61.

Reynolds R.G., Booth W., Schuett G.W., Fitzpatrick B.M., Burghardt G.M. (2012): Successive virgin births of viable male progeny in the checkered gartersnake, *Thamnophis marcianus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 107: 566–572.

Roberts J.A., Vo H.D., Fujita M.K., Moritz C., Kearney M. (2012): Physiological implications of genomic state in parthenogenetic lizards of reciprocal hybrid origin. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 252–263.

Robinson D.P., Baverstock W., Al-Jaru A., Hyland K., Khazanehdari K.A. (2011): Annually recurring parthenogenesis in a zebra shark *Stegostoma fasciatum*. *Journal of Fish Biology* 79: 1376–1382.

Rodrigues M.T., Borges D.M. (1997): A new species of *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae) from a relictual forest in semiarid northeastern Brazil. *Herpetologica* 53: 1–6.

Röll B., von Düring M.U.G. (2008): Sexual characteristics and spermatogenesis in males of the parthenogenetic gecko *Lepidodactylus lugubris* (Reptilia, Gekkonidae). *Zoology* 111: 385–400.

Sarvella P. (1973): Adult parthenogenetic chickens. *Nature* 243: 171.

Schuett G., Fernandez P., Gergits W., Casna N., Chiszar D., Smith H., Mitton J., Mackessy S., Odum R., Demlong M. (1997): Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes. *Herpetological Natural History* 5: 1–10.

Simon J.C., Delmotte F., Risper C., Crease T. (2003): Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 151–163.

Sinclair A.H., Berta P., Palmer M.S., Hawkins J.R., Griffiths B.L., Smith M.J., Foster J.W., Frischauf A.M., Lovell-Badge R., Goodfellow P.N. (1990): A gene from the human sex-determining region encodes a protein with homology to a conserved DNA-binding motif. *Nature* 346: 240–244.

Sinclair E.A., Pramuk J.B., Bezy R.L., Crandall K.A., Sites J.W. (2010): DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. *Evolution* 64: 1346–1357.

Smith C. a, Roeszler K.N., Ohnesorg T., Cummins D.M., Farlie P.G., Doran T.J., Sinclair A.H. (2009): The avian Z-linked gene DMRT1 is required for male sex determination in the chicken. *Nature* 461: 267–271.

Suomalainen E. (1962): Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *Annual Review of Entomology* 7: 349–366.

Trifonov V.A., Paoletti A., Caputo Barucchi V., Kalinina T., O'Brien P.C.M., Ferguson-Smith M.A., Giovannotti M. (2015): Comparative chromosome painting and NOR distribution suggest a complex hybrid origin of triploid *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae). *PLoS ONE* 10: 1–13.

Uzzell T. (1970): Meiotic mechanisms of naturally occurring unisexual vertebrates. *The American Naturalist* 104: 433–445.

Uzzell T., Darevsky I.S. (1975): Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia* 1975: 204–222.

Vergun A. a., Martirosyan I. a., Semyenova S.K., Omelchenko A. V., Petrosyan V.G., Lazebny O.E., Tokarskaya O.N., Korchagin V.I., Ryskov A.P. (2014): Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic Caucasian rock lizard *Darevskia dahli*. *PLoS ONE* 9: e91674.

Vicoso B., Emerson J.J., Zektser Y., Mahajan S., Bachtrog D. (2013): Comparative sex chromosome genomics in snakes: Differentiation, evolutionary strata, and lack of global dosage compensation. *PLoS Biology* 11: e1001643.

Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijans M., van de Lee T., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J., Kuiper M. (1995): AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23: 4407–4414.

Vrijenhoek R.C. (1994): Unisexual fish: Model systems for studying ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 71–96.

Watts P.C., Buley K.R., Sanderson S., Boardman W., Ciofi C., Gibson R. (2006): Parthenogenesis in komodo dragons. *Nature* 444: 1021–1022.

Whittier J.M., Stewart D., Tolley L. (1994): Ovarian and oviductal morphology of sexual and parthenogenetic geckos of the *Heteronotia binoei* complex. *Copeia* 1994: 484–492.

Wicker, Eidenmueller, Staudter, Lenk, Wink. (2005): A parthenogenetic *Varanus*. *Amphibia-Reptilia* 26: 507–514.

Wynn A.H., Cole C.J., Gardner A.L. (1987): Apparent triploidy in the unisexual Brahminy blind snake, *Ramphotyphlops braminus*. *American Museum Novitates* 2868: 1–7.

Zug G.R. (2010): Speciation and dispersal in a low diversity taxon: The slender geckos *Hemiphyllodactylus* (Reptilia, Gekkonidae). *Washington, D. C.: Smithsonian Institution Scholarly Press*.

Zweifel R.G. (1965): Variation in and distribution of the unisexual lizard, *Cnemidophorus tessellatus*. *American Museum Novitates*: 1–49.